

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Graz.)

Untersuchungen über die Kohlensäureresistenz und den Sauerstoffverbrauch bei einigen Boden- tieren.

Von

E. Kupka und B. Schaefferberg.

Mit 7 Textabbildungen.

Die Biotopforschung der letzten Jahrzehnte hat sowohl die Lebensgemeinschaften als auch die verschiedenen limitierenden Faktoren in zahlreichen Lebensräumen weitgehend aufgeklärt. Die Erfassung möglichst aller Gegebenheiten eines Biotops ist um so leichter möglich und daher desto weiter gediehen, je einheitlicher der Lebensraum gestaltet ist. So sind z. B. die Lebensbedingungen innerhalb kleinerer Wasseransammlungen oder in einem Lebensmittelmagazin weitgehend gleichförmig. Die hauptsächlichsten Faktoren wie Temperatur, O_2 -Konzentration und Feuchtigkeit sind für den ganzen Lebensbereich hier annähernd gleich.

Im oberirdischen Lebensraum gehören Temperatur und Feuchtigkeit zu den ausschlaggebenden Faktoren. Andere Bedingungen treten uns unter der Erdoberfläche entgegen. Die Temperatur spielt hier nur noch in der oberflächennahen Bodenschichte eine relativ große Rolle, — während uns hier die Feuchtigkeit ebenfalls als bedeutender Faktor entgegentritt. Sie ist durch die hydrographischen Verhältnisse und die Bodenstruktur bedingt. — Von entscheidender Wichtigkeit aber für das Leben im Boden ist die Zusammensetzung der Luft. Der Sauerstoffgehalt nimmt mit zunehmender Bodentiefe reziprok ab, während die Kohlensäurekonzentration ansteigt.

Daher steht zu erwarten, daß die Tiere entsprechend dem verschiedenen Sauerstoffangebot vom Sauerstoffmangel mehr oder weniger unabhängig sind.

Die bisher auf ihre anoxybiotischen Fähigkeiten untersuchten oberirdisch lebenden Insekten vermögen O_2 -Entzug nur verhältnismäßig kurze Zeit zu vertragen (siehe hierzu das zusammenfassende Referat von *Brandt* 1934, dort auch weitere Literatur). Dies ist weiter nicht verwunderlich, hat doch die Mehrzahl dieser Tiere unter normalen Lebensbedingungen kaum unter O_2 -Mangel zu leiden und bedarf der anoxybiotischen Energiegewinnung nicht: Ein ganz anderes Verhalten lassen diejenigen Tiere erwarten, die in sauerstoffärmeren Medien zu Hause sind, wie die Bewohner der Tiefenwasser eutropher Seen und die Bodentiere. Eingehend sind in dieser Hinsicht die Chironomidenlarven sauerstoffarmer Gewässer studiert worden. Die Tiere erwiesen sich, wie die Untersuchungen von *Pause* (1919), *Alsterberg* (1921), *Cole* (1921) und *Scadovski* (1924), gezeigt haben, außerordentlich resistent gegen O_2 -Entzug und konnten wochenlang in O_2 -freier Umgebung gehalten werden. Bodentiere sind dagegen bisher überhaupt nicht auf ihre anoxybiotischen Fähigkeiten geprüft worden. Die Zusammensetzung der Bodenluft, die ja bekanntlich einen bedeutend höheren CO_2 -Gehalt (0,25% CO_2 und 20,6% O_2 im Durchschnitt) aufweist als die Atmosphäre (0,03% CO_2 und 20,69% O_2) (*Russel* und *Appleyard* 1915), nicht zuletzt aber auch das Ausdauerungsvermögen gewisser Bodeninsekten, wie Elateriden-, Melolonthinen- und Dipterenlarven unter Wasser und bei Überschwemmungen (*Schaerffenberg* 1944 a und b) lassen vermuten, daß gerade diese Tiere über große anoxybiotische Fähigkeiten verfügen (siehe hierzu auch *Farsky* 1879, *Cameron* 1913 und 1926).

Um einen ersten Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen, haben wir bei drei verschiedenen Elateridenlarven-Arten (*Selatosomus aeneus* L., *Agriotes obscurus* L., und *Lacon murinus* L.) beim Maikäferengerling (*Melolontha* sp.) von denen reichlich Material zur Verfügung stand, der Maulwurfsgrille¹⁾, (*Grylloctolpa vulgaris* L.) einigen Enchytraeiden- und zwei Lumbricidenarten

1. die CO_2 -Resistenz geprüft,
2. die Atmungsgröße vor und nach der CO_2 -Behandlung gemessen.

Vergleichsweise wurden Larven und Puppen von *Tenebrio molitor* L. zu den Untersuchungen mit herangezogen.

¹⁾ Bei der Maulwurfsgrille mußten wir uns wegen Mangel an Material leider auf die Bestimmung der Atmungsgröße beschränken.

Die CO₂-Resistenz eines Tieres läßt unmittelbar auf seine anoxybiotischen Fähigkeiten schließen. Diese sind umso höher zu bewerten, je länger die Lebensdauer unter CO₂ ist. Auch die Atmungsgröße gibt über die Bedeutung der anoxydativen Vorgänge bei der Energiegewinnung Auskunft. Geringer O₂-Verbrauch deutet darauf hin, daß anoxybiotische Prozesse schon bei der normalen Atmung eine bedeutende Rolle spielen und umgekehrt.

I. Die Lebensdauer unter CO₂.

Zur Prüfung ihrer CO₂-Resistenz wurden die Tiere in verschiedenen Zeiträumen, die zwischen ein oder mehreren Stunden bis zu 4 Wochen lagen, unter einer CO₂-Atmosphäre gehalten. Die Versuche liefen bei Zimmertemperatur in gebräuchlichen Spritzflaschen von mittlerer Größe, die zu $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ ihres Volumens mit Sandboden mittlerer Feuchtigkeit gefüllt waren. Nach Zusetzen der Tiere, wobei sich auch mitunter mehrere Arten in einem Gefäß befanden, wurden die Flaschen an eine Kohlensäurebombe angeschlossen und etwa eine Viertelstunde CO₂ durchgeleitet. Dies geschah unter öfterem Schütteln, um eine ausreichende Durchdringung des Bodens mit CO₂ zu erreichen. Zu- und Ableitungsröhren bzw. Schläuche der Flaschen wurden darauf mit je einem Quetschhahn verschlossen. Die Tiere fallen unter CO₂ bald in einen Starrezustand. Im Sommer quellen zudem die meisten Tiere stark auf und werden in gleicher Weise wie die im Wasser gequollenen Larven (*Schaerffenberg* 1944 a und b) langgestreckt und steif. Während des Winters zeigten die Tiere unter CO₂, ebenfalls im Einklang mit ihrem Verhalten unter H₂O, keine Quellungserscheinungen.

1. Maikäferengerling (*Melolontha* sp.).

Maikäferengerlinge waren im Sommer nach ein-, vier- und achttägiger CO₂-Behandlung trotz Quellung noch voll erholungsfähig (Tab. 1). Längstens nach 24 Stunden erlangten sie ihre volle Beweglichkeit zurück und begannen sich einzugraben. Vierzehntägiger und längerer Aufenthalt unter CO₂ wurde von der Mehrzahl der Tiere jedoch nicht mehr vertragen. Nach drei Wochen war alles tot. Es war anzunehmen, daß die gequollenen Larven nach einiger Zeit (8—10 Tage) in Zersetzung übergehen. Im nicht

gequollenen Zustände im Winter können Maikäferengerlinge dagegen bis zu drei Wochen (vielleicht auch länger, was noch geprüft werden soll) unter einer CO₂-Atmosphäre am Leben gehalten werden. Die Tiere erholten sich alle wieder und zeigten sich außerordentlich beweglich (Tab. 1). Aus unbekanntem Gründen gingen

Tab. 1. CO₂-Resistenz des Maikäferengerlings.

Dauer der Asphixie in Tagen	eingesetzt	lebend bezw. wieder erholt		tot	
		abs	%	abs	%
1	2	2	100.0	—	—
	3	3	100.0	—	—
4	2	2	100.0	—	—
8	2	2	100.0	—	—
	3	2	66.6	1	33.4
14	3	1	33.4	2	66.6
21	3	—	—	3	100

allerdings in einem Falle (nach vierzehntägiger CO₂-Behandlung) 50%, in anderen (nach dreiwöchentlicher Anoxybiose) 40% der Tiere innerhalb von 10 Tagen zu Grunde. Die Ergebnisse lassen keinen Zweifel darüber, daß Maikäferengerlinge, wenn sie nicht sonstwie geschädigt werden, wochenlang ohne Sauerstoff auskommen können und somit über große anoxybiotische Fähigkeiten verfügen müssen.

2. Elateridenlarven.

Die untersuchten Elateridenlarven können im Sommer¹⁾ mit Ausnahme weniger Exemplare, die aber zahlenmäßig nicht ins Gewicht fallen, ebenfalls bis zu acht Tagen unter CO₂ am Leben gehalten werden. (Tab. 2, 3 und 4). Selbst nach vierzehntägiger Belastung durch Anoxybiose blieb weit über die Hälfte der Tiere erholungsfähig (Tab. 2, 3 und 4). So überlebten von *Lacon murinus* L. sogar 66,6% (Tab. 4), von *Agriotes obscurus* L. noch 61,5% der eingesetzten Tiere nach vierzehntägiger CO₂-Behandlung (Tab. 3). Bei *Selatosomus aeneus* L. lag der Anteil der Überleben-

¹⁾ Elateridenlarven konnten während des Winters aus Mangel an Material nicht auf CO₂-Resistenz geprüft werden.

den nicht wesentlich tiefer (Tab. 2). Im Ganzen gesehen zeigen also die Ergebnisse hier bei allen drei Arten eine auffällige Übereinstimmung. Auch nach 21-tägiger CO₂-Behandlung bleibt ein

Tab. 2. CO₂-Resistenz der Larven von *Selatosomus aeneus* L.

Dauer der Asphixie in Tagen	eingesetzt	lebend bezw. wieder erholt		tot	
		abs	%	abs	%
1	24	24	100.0	—	—
	22	22	100.0	—	—
4	24	24	100.0	—	—
8	24	22	91.7	2	8.3
	14	11	78.5	3	21.5
14	23	13	56.5	10	43.5
	14	8	57.1	6	42.9
21	18	6	33.4	12	66.6
	16	2	12.5	14	87.5
30	17	—	—	17	100.0

Tab. 3. CO₂-Resistenz der Larven von *Agriotes obscurus* L.

Dauer der Asphixie in Tagen	eingesetzt	lebend bezw. wieder erholt		tot	
		abs	%	abs	%
1	14	14	100.0	—	—
4	15	15	100.0	—	—
8	14	12	85.7	2	14.3
14	13	8	61.5	6	38.5
21	13	1	7.7	12	92.3
30	13	—	—	13	100.0

Tab. 4. CO₂-Resistenz der Larven von *Lacon murinus* L.

Dauer der Asphixie in Tagen	eingesetzt	lebend bezw. wieder erholt		tot	
		abs	%	abs	%
1	13	13	100.0	—	—
4	8	8	100.0	—	—
14	3	2	66.6	1	33.4
	7	4	57.1	3	42.9
30	10	—	—	10	100.0

wenn auch geringer Teil der Larven am Leben, der für *S. aeneus* in einem Falle sogar noch 33,4% betrug. Erst nach 30-tägiger Belastung mit Anoxybiose ist alles tot.

Diese hohe CO₂-Resistenz der untersuchten Elateridenlarven läßt auf große anoxybiotische Fähigkeiten schließen.

3. Lumbricidae.

Zur Untersuchung gelangten zwei Arten, und zwar *Lumbricus terrestris* L. und *Eisenia foetida* Sav. In Übereinstimmung mit den Ergebnissen von *Davis and Slater* (1928 a) an *Lumbricus terrestris* L. zeigten beide von uns untersuchten Formen die gleiche ge-

Tab. 5. CO₂-Resistenz von *Lumbriciden*.

Art	Dauer der Asphixie in Stunden	eingesetzt	lebend bzw. wieder erholt		tot	
			abs	%	abs	%
<i>Eisenia foetida</i>	5	30	30	100	—	—
	6	30	30	100	—	—
	10	30	3	10	27	90
<i>Lumbricus terrestris</i>	5	30	30	100	—	—
	6	30	30	100	—	—
	10	30	—	—	30	100

ringe CO₂-Resistenz. Nach 6-stündiger CO₂-Behandlung waren die Tiere noch voll erholungsfähig (Tab. 5), begannen aber bald darauf Teilstücke abzuschneiden, die meistens eingehen und nur relativ selten wieder regenerieren. 10-stündiger und längerer Aufenthalt in CO₂ wurde von den Tieren jedoch nicht mehr vertragen. (Tab. 5). Sie verfügen also nur in geringem Maße über die Fähigkeit sauerstofffrei zu leben.

4. Enchytraeidae.

Auf ihre CO₂-Resistenz wurde eine Anzahl *Fridericea*-Arten (*F. leydigi* Vejdovsky, *F. ratzeli* Eisen, *F. bisetosa* Levinsen und *F. hegemon* Eisen) geprüft. Sie zeigten alle das gleiche Verhalten, ihre Widerstandsfähigkeit gegen CO₂ ist nur gering. Nach 3-stün-

diger Belastung durch Anoxybiose waren 87% der Tiere voll erholungsfähig. Nach 5- und 10-stündiger CO₂-Belastung erwachten die Tiere wohl noch (87—100%) aus der Starre, starben aber größtenteils im Laufe der nächsten Tage ab. Ein Aufenthalt unter CO₂ von 15 und mehr Stunden wird nicht vertragen (Tab. 6).

Tab. 6. CO₂-Resistenz der *Enchytraeidae*.

Dauer der Asphyxie in Stunden	eingesetzt	lebend bzw. wieder erholt		tot	
		abs	%	abs	%
1	200	186	93	14	7
1½	60	51	85	9	15
3	100	87	87	13	13
5	60	60	100	—	—
10	100	87	87	13	13
15	80	—	—	80	100
24	80	—	—	80	100

5. Larven von *Tenebrio* (zum Vergleich).

Die CO₂-Resistenz ist gering. 22-stündige Belastung durch Anoxybiose wird von der Mehrzahl der Tiere nicht mehr ausgehalten, nach 24 Stunden sind sämtliche Tiere tot.

II. Die Atmungsgröße bei normaler Oxybiose.

Die Bestimmung der Atmungsgröße wurde mit dem Kröghschen Manometer vorgenommen. Die Tiere kamen in ihren natürlichen Medien, d. h. also in Erde zur Untersuchung und waren zu diesem Zweck mit sterilisiertem Boden in einem zylindrischen, 3,5×6 cm großen, aus engem Maschendraht hergestellten, mit einem Deckel verschließbaren Käfig untergebracht, der vor Versuchsbeginn in das geräumige, 200 ccm fassende Tiergefäß gegeben wurde. Das entsprechende Ausgleichsgefäß enthielt ebenfalls einen solchen mit Boden gefüllten Käfig. Tier- und Ausgleichsgefäß wurden während des Versuches in der üblichen Weise unter Wasser gesetzt.

1. Maikäferengerling.

Es wurden 10 Atmungsmessungen durchgeführt. Die Ergebnisse beziehen sich jeweils auf 3 g Tiergewicht und 2 Stunden Ver-

suchsdauer. Die Versuchstemperatur schwankte zwischen 15 und 18° C. Das unterschiedliche Verhalten der Tiere, die sich einmal in starker Bewegung, ein ander Mal sozusagen im Ruhestoffwechsel befanden, brachte es mit sich, daß die einzelnen Ergebnisse innerhalb der 2 Stunden mitunter erhebliche Abweichungen zeigten. Die Beweglichkeit und der Stoffwechsel der Tiere und damit die Atmungsintensität ist in erster Linie von der Temperatur abhängig. Bei 15° C lassen die Bewegungen schon merklich nach. Der O₂-Verbrauch ist dann sehr gering. Immerhin konnte von den 10 ausgeführten Messungen für 6 ein übereinstimmendes Ergebnis von 6,90 mm³ bzw. 7,36 mm³ erzielt werden. Als Maximum wurde 9,66 mm³ (18° C) und als Minimum 3,22 mm³ (15° C) gemessen. Die gewonnenen Einzelergebnisse lassen auf einen geringen O₂-Verbrauch des Maikäferengerlings schließen. Wie zu erwarten, liegt die durchschnittliche Atmungsgröße bei normaler Oxybiose mit 7,36 mm³ sehr niedrig. Sie beträgt nur etwa 10% des O₂-Verbrauchs der Küchenschabe (*Davis u. Slater 1926 u. 1928 b*) und entspricht somit voll den atmosphärischen Bedingungen des Bodens. Der geringe O₂-Verbrauch läßt vermuten, daß die anoxydativen Vorgänge schon bei normaler Oxybiose eine bedeutende Rolle spielen.

2. Elateridenlarven.

Jede der drei Arten wurde getrennt gemessen, und zwar entfallen auf *Selatosomus aeneus* L. 10, auf *Lacon murinus* L. 8 und auf *Agriotes obscurus* L. 6 Bestimmungen bei normaler Oxybiose. Die Ergebnisse beziehen sich auf 3 g Tiergewicht und 2 Stunden Versuchsdauer. Die Versuchstemperatur schwankte zwischen 15 und 18° C. Auch hier lagen die gefundenen Werte recht niedrig und lassen auf einen geringen O₂-Verbrauch der untersuchten Elateridenlarven schließen. Die Abweichungen der einzelnen Messungsergebnisse waren indessen bei allen drei Arten geringer als beim Maikäferengerling, aber auch hier zeigte sich deutlich die Abhängigkeit der Atmungsgröße von der Temperatur. Für 7 von den mit *Selatosomus aeneus* vorgenommenen Messungen betrug die Versuchstemperatur 16 bis 18° C. Die gemessenen Werte liegen zwischen 11,84 mm³ und 13,12 mm³ und befinden sich daher in guter Übereinstimmung. Die Ergebnisse der drei bei 15° C durchgeführten Bestimmungen blieben dagegen mit 6,22 mm³ bzw. 7,59

und 8,28 mm³ weit hinter diesen zurück. Bei den mit *Lacon murinus* und *Agriotes obscurus* vorgenommenen Messungen sank die Temperatur nie unter 16° C ab. Die gemessenen Werte lagen für *Lacon* nie unter 6,90 mm³ und gleichen sich im allgemeinen gut einander an. Das Maximum betrug 11,50 mm³. *Agriotes* hat einen etwas größeren Sauerstoffverbrauch als die beiden anderen Arten. Dies erklärt sich ohne weiteres aus der größeren Beweglichkeit der Tiere. Die gemessenen Werte lagen zwischen 15,89 mm³ und 19,36 mm³.

Die durchschnittliche Atmungsgröße mit 10,27 mm³ für *S. aeneus*, 8,06 mm³ für *Lacon murinus* und 17,21 mm³ für *Agriotes obscurus* (Abb. 1, 2 und 3) liegt erwartungsgemäß ziemlich niedrig, wenn auch bei *Agriotes obscurus* etwas größere Werte gemessen wurden. Der geringe O₂-Verbrauch läßt auch hier auf den Ablauf anoxybiotischer Vorgänge bereits bei normaler Oxybiose schließen.

Die Untersuchungen mit Drahtwürmern führten somit zu den gleichen Ergebnissen wie mit Maikäferengerlingen. Gleichsinnige Beobachtungen hat *Harnisch* (1942 a) mit Larven von *Chironomus bathophilus* K., einem Bewohner sauerstoffarmer Tiefen eutropher Seen gemacht. Die Atmungsgröße war in Übereinstimmung mit der O₂-Armut des Außenmediums verhältnismäßig gering, wenn auch erheblich höher als bei den von uns untersuchten Bodeninsekten. Erhöhter Sauerstoffverbrauch nach CO₂-Behandlung fand nicht statt, doch soll nach Verf. die normale Oxybiose teilweise schon den Charakter einer Erholungsatmung aufweisen, die daher nach erzwungener Anoxybiose nicht mehr wesentlich gesteigert werden kann. Die geringe Atmungsgröße der Larven nach 72-stündiger CO₂-Behandlung läßt aber keinen Zweifel darüber, daß die Erholungsatmung nach längerer Anoxybiose nicht mehr zur Beseitigung der Schlacken ausreicht.

3. Lumbricidae.

Es wurde *Eisenia foetida* Sav. und *Lumbricus terrestris* L. auf ihre Atmungsgröße geprüft. Beide Arten kamen getrennt zur Untersuchung. Dabei ließ sich für *Eisenia* bei einer mittleren Temperatur von 21,7° C eine Durchschnittsgröße von 14 mm³ O₂, bezogen auf zwei Stunden und 3 g Tiergewicht ermitteln. Die Durch-

schnittsgröße ist aus 10 verschiedenen 2-stündigen Versuchen, deren Ergebnisse zwischen dem Minimum von $8,50 \text{ mm}^3$ und dem Maximum von $23,95 \text{ mm}^3$ schwankten, ermittelt.

Für *Lumbricus terrestris* wurde ein Durchschnittswert von $22 \text{ mm}^3 \text{ O}_2$ bei 22° C und der gleichen Versuchszahl ermittelt. Im einzelnen liegen die ermittelten Werte zwischen $13,35 \text{ mm}^3$ und $32,74 \text{ mm}^3$.

Wir sehen hieraus, daß die Lumbriciden entsprechend der geringen CO_2 -Resistenz einen vermehrten O_2 -Bedarf aufweisen, was auch im Einklang mit dem Befunde von *Davis* und *Slater* (1928 a) an *Lumbricus terrestris* L. steht.

4. Enchytraeiden.

Zur Untersuchung gelangte ein Mischmaterial von *Fridericea leydigi* und *F. ratzei*, die in ihrem biologischen Verhalten weitgehend übereinstimmen. Der 3 g—2-Stundendurchschnitt beträgt bei 23° C $30 \text{ mm}^3 \text{ O}_2$.

Infolge der schwierigen Materialbeschaffung konnten nur fünf 2-stündige O_2 -Bestimmungen durchgeführt werden, da die äußerst kleinen Würmer, um die nötige Tiermenge zusammen zu bringen, mit der Hand aus den Bodenproben ausgesucht werden mußten. Eine automatische Aufsammlung mittels Ausleseapparat ist wegen der großen Empfindlichkeit der Formen unmöglich.

Infolge der geringen Abweichung der Einzelwerte vom Mittelwert (Minimum $23,00 \text{ mm}^3$, Maximum $32,20 \text{ mm}^3$) kann dieser als relativ gut gesichert angesehen werden. Die Atmungsgröße liegt hier noch höher als beim Regenwurm und steht in Übereinstimmung mit der geringen Widerstandsfähigkeit der Enchytraeiden gegen CO_2 .

Die bedeutend höheren Werte, zu denen *Harnisch* (1942 b) bei *Enchytraeus albidus* (Henle) gelangte, dürften auf die völlig unnatürlichen Versuchsbedingungen zurückzuführen sein. Die Tiere kamen bei ihm in Leitungswasser bzw. $0,4\%$ NaCl-Lösung zur Untersuchung, wo sie als thigmotaktische Formen in Ermangelung von Oberflächenberührungen gesteigerte Beweglichkeit aufweisen, was zu einer abnormen Steigerung der Atmungsgröße führen muß.

5. *Gryllotalpa vulgaris* L.

Als letzte, noch vorwiegend im Boden lebende Form wurde die Maulwurfsgrille auf ihre Atmungsgröße getestet. Ein aus 15^{1/2} Stunden ermittelter Durchschnitt bei 22,5° C betrug 34,1 mm³. Abermals läßt sich ein deutliches Ansteigen der Atmungsgröße gegenüber den zuvor besprochenen Formen erkennen.

6. *Tenebrio molitor* -Larven und -Puppen.

Um zu Vergleichswerten zu gelangen, die mit derselben Apparatur und unter gleichen Bedingungen bestimmt sind, folgten Atmungsmessungen an Tenebriolarven. Aus 10 zweistündigen Untersuchungen ließ sich bei durchschnittlich 23° C ein 2-Stunden 3 g Atmungsmittelwert von 33,54 mm³ bei einem Maximum von 43,35 mm³ und einem Minimum von 28,55 mm³ feststellen.

Zur weiteren Sicherung dieses Ergebnisses wurden in gleicher Weise auch Tenebriopuppen untersucht. Bei 22,2° C verbrauchen 3 g Tiere in 2 Stunden durchschnittlich 31,92 mm³ Sauerstoff bei einem Maximum von 44,63 mm³ und einem Minimum von 25,32 mm³.

Wie zu erwarten, ist der O₂-Bedarf dieser oberirdischen Form im Einklang mit den an Schaben, Grillen usw. gemachten Befunden (*Davis* u. *Slater* 1926 und 1928 b, *Bödine* 1928) bedeutend höher als bei Bodenformen.

III. Atmungsgröße nach der Anoxybiose.

1. Maikäferengerlinge (*Melolontha* sp.).

8 zweistündige Bestimmungen der Atmungsgröße nach erfolgter CO₂-Behandlung bezogen auf 3 g Tiergewicht ließen keinen erhöhten O₂-Verbrauch gegenüber der normalen Oxybiose erkennen (Abb. 1). Der durchschnittliche O₂-Verbrauch nach der Anoxybiose betrug 6,02 mm³ und liegt somit niedriger als bei normaler Atmung (7,36 mm³). (Abb. 1). Im einzelnen schwanken die Werte zwischen 2,30 und 8,74 mm³. Bei Maikäferengerlingen entfällt also die bei verschiedenen oberirdisch lebenden Insekten beobachtete Restitutionsphase (*Davis* und *Slater* 1926 und 1928 b, *Bödine* 1928).

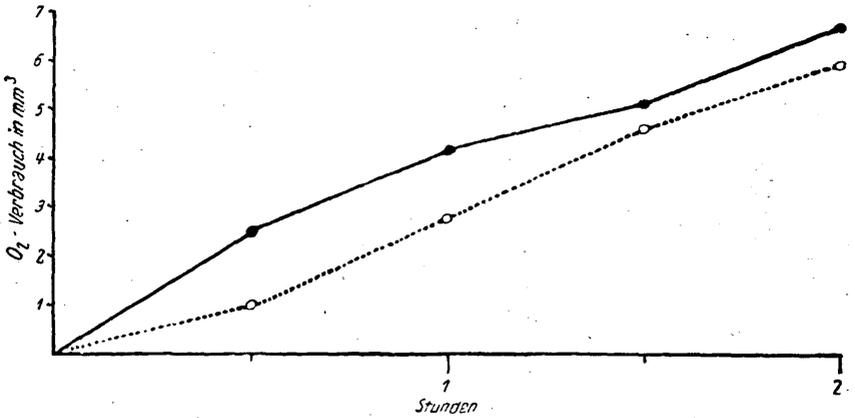


Abb. 1. Atmungsgröße bei normaler Oxybiose ——— und nach 24-stündiger CO₂-Behandlung - - - - - von *Melolonta vulgaris* L. (Ordinate O₂-Verbrauch in mm³ Abzisse Zeit in halben Stunden).

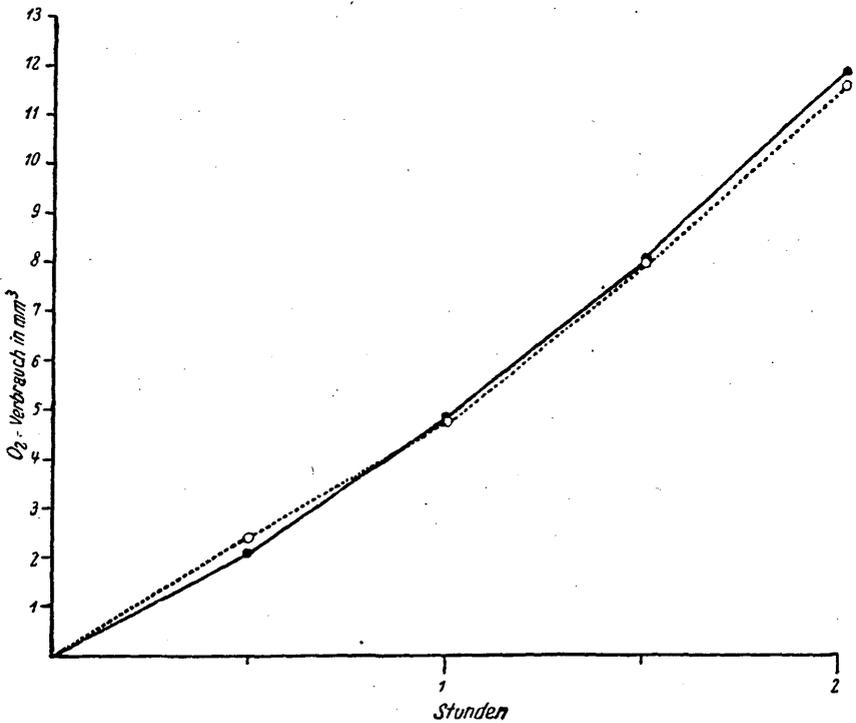


Abb. 2. Atmungsgröße bei normaler Oxybiose ——— und nach CO₂-Behandlung von *Selatosomus aeneus* L. (Ordinate O₂-Verbrauch in mm³ Abzisse Zeit in halben Stunden).

2. Elateridenlarven.

Ein vermehrter O_2 -Verbrauch nach Belastung durch Anoxybiose konnte auch hier bei keiner Form nachgewiesen werden; wobei wie bei den Maikäferengerlingen die Dauer der CO_2 -Behandlung keinen Einfluß auf das weitere Verhalten der Tiere hatte. Die nach Anoxybiose gemessenen Werte halten sich im wesentlichen

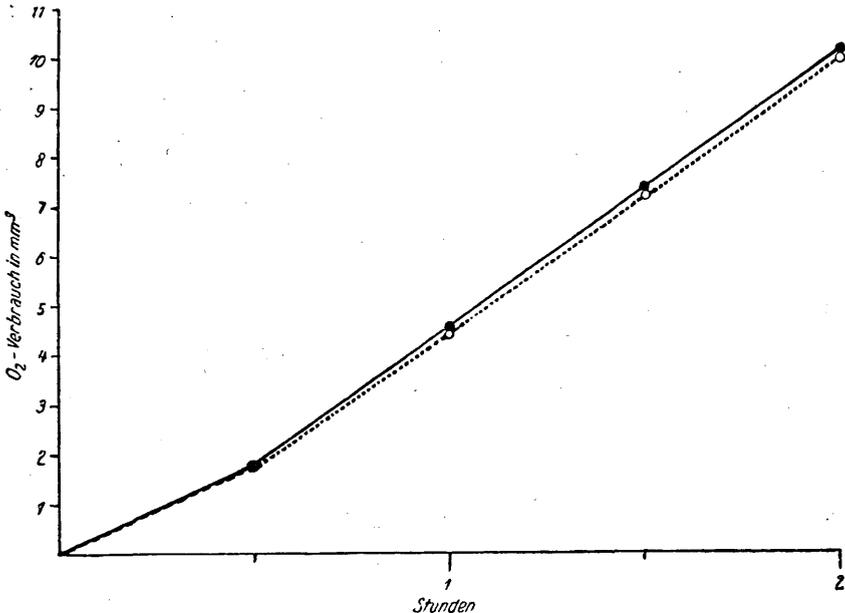


Abb. 3. Atmungsgröße bei *Lacon murinus* L. bei normaler Oxybiose ——— und nach CO_2 -Behandlung (Ordinate O_2 -Verbrauch in mm^3 Abzisse Zeit in halben Stunden).

auf der gleichen Höhe wie die bei normaler Atmung gewonnenen. Die für die drei untersuchten Arten ermittelten Werte werden in Abb. 2, 3 und 4 mit der normalen Atmung verglichen.

3. Enchytraeiden.

Im Gegensatz zu den oben besprochenen Untersuchungen an Bodeninsekten konnte für die Enchytraeiden eine deutliche Erholungsaerung nachgewiesen werden. Wie die beiden in Abb. 5 und

6 dargestellten Versuche zeigen, erfolgt nach Anoxybiose ein der Dauer derselben entsprechendes Ansteigen des Sauerstoffverbrauches.

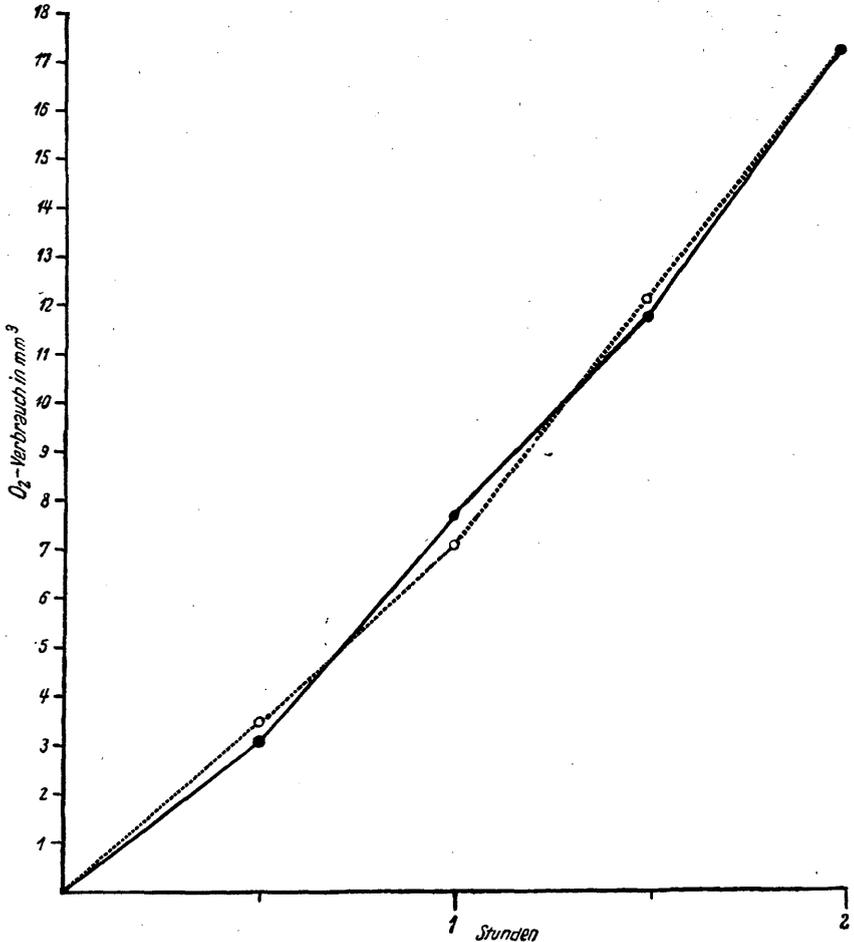


Abb. 4. Atmungsgröße von *Agriotes obscurus* L. bei normaler Oxybiose ——— und nach CO₂-Behandlung (Ordinate O₂-Verbrauch in mm³ Abzisse Zeit in halben Stunden).

Damit kann die Annahme von *Harnisch* (1942), daß die normale Oxybiose der Enchytraeiden bereits eine Restitutionsatmung in sich schließt, als wahrscheinlich angesehen werden.

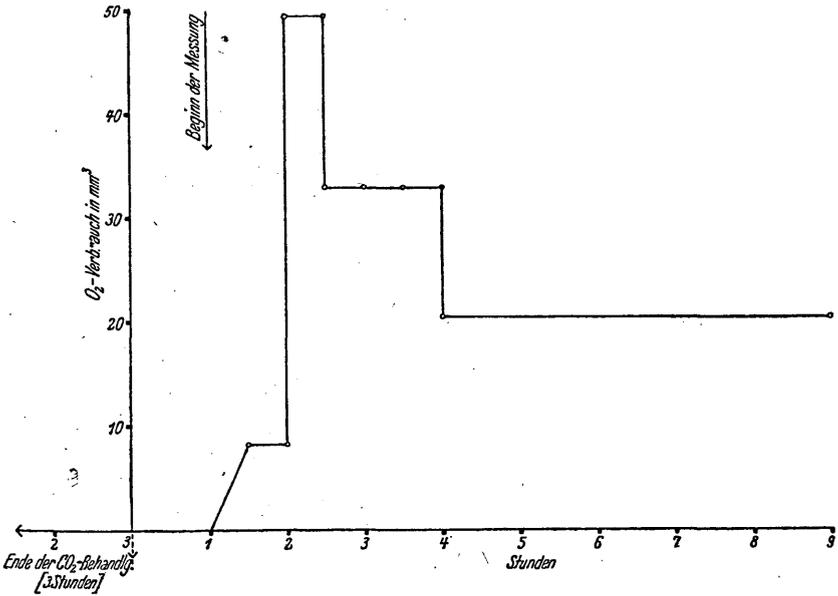


Abb. 5. Restitutionsatmung von Enchytraeiden nach 3-stündiger CO₂-Behandlung (Ordinate jeweiliger O₂-Verbrauch berechnet auf zwei Stunden und 3 g Tiergewicht, Abzisse Zeit in Stunden).

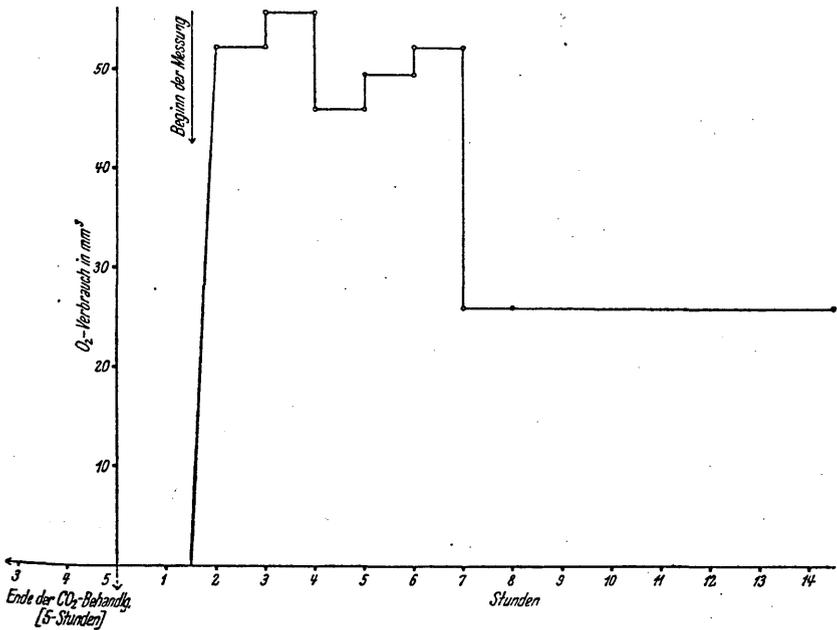


Abb. 6. Restitutionsatmung von Enchytraeiden nach 5-stündiger CO₂-Behandlung (Ordinate jeweiliger O₂-Verbrauch berechnet auf zwei Stunden und 3 g Tiergewicht, Abzisse Zeit in Stunden).

IV. Schlußfolgerungen.

Die große Lebensfähigkeit der untersuchten Insektenlarven des Erdbodens in einer CO₂-Atmosphäre läßt keinen Zweifel darüber, daß wir es hier mit Tieren zu tun haben, die in Anpassung an die geringere Sauerstoffkonzentration im Boden, fakultativ für längere Zeit zur anoxybionten Lebensweise befähigt sind (fakultative Anoxybionten, *Brandt* und *Harnisch* 1933, *Brandt* 1934). Normalerweise aber leben diese Tiere nicht in sauerstoffreicher, sondern höchstens in sauerstoffarmer Umgebung, so daß die Anoxybiose die oxybiotischen Vorgänge nur soweit zu vertreten braucht, als der im Boden vorhandene Sauerstoff zur Energiegewinnung nicht ausreicht. Es ist daher wahrscheinlich, daß unter natürlichen Bedingungen neben der oxybiotischen Energiegewinnung ein anoxybiotischer Prozeß einherläuft, der bei völligem Luftabschluß den ersteren vollkommen ersetzen kann. Der kleine Sauerstoffverbrauch dieser Insektenlarven, der dem verhältnismäßig geringen O₂-Gehalt der Bodenluft entspricht, läßt in der Tat vermuten, daß hier anoxydative Vorgänge schon bei normaler Oxybiose eine wesentliche Rolle spielen. Ein solches Verhalten ist auch für die Larven von *Gastrophilus equi* Clark, die im Pferdemagen unter ähnlichen Bedingungen leben, durch quantitative Stoffwechseluntersuchungen wahrscheinlich gemacht worden (*Kemnitz* 1916). Auch *Harnisch* (1942 a) hält diese Art der Energiegewinnung für die Larven von *Chironomus bathophilus* K. für möglich, indem er schreibt, „daß Prozesse anaerober Energiegewinnung sehr leicht ausgelöst werden, wenn sie nicht etwa gar bereits aerob auftreten“. Bei Wasserüberschuß des Bodens (Überschwemmung) aber ist ein Fall gegeben, wo die Anoxybiose, wenigstens bei einem Teil der Tiere, völlig an Stelle der Oxybiose tritt. Jedenfalls fällt ein Teil der im Boden überfluteten Larven, sofern sie nicht quellen, Wasser für sie, also nur schwach hypotonisch ist, in gleicher Weise wie unter CO₂ regelmäßig in Starre (*Schaerffenberg* 1944 a). Es handelt sich dabei um Tiere, die sich in tieferen Bodenregionen aufhalten, wo der Gasaustausch bei Überschwemmungen fast gänzlich unterbunden ist. Tiere dagegen, denen der ganze O₂-Gehalt des Wassers (in reinem Wasser oder in den oberen Schichten des Bodens) zur Verfügung steht, behalten ihre volle Beweglichkeit. Die fakultative Anoxybiose feilt also diese Bodentiere nicht nur gegen O₂-Mangel

und CO₂-Überschuß, sondern ebenso gegen die erstickende Wirkung des Wassers bei Überschwemmungen.

Die bedeutend geringere CO₂-Resistenz der Lumbricidae und Enchytraeidae erhellt aus dem Lebensraum und der Lebensweise dieser Formen.

Eisenia foetida, ein Charaktertier des in starker Verrottung befindlichen Stalldüngers, in dem die ablaufenden Gärungsprozesse eine starke Anreicherung der Kohlensäure mit sich bringen, hat dementsprechend eine relativ geringe Atmungsgröße. *Lumbricus terrestris* hingegen, der zwar zeitweise in beträchtliche Tiefen des Bodens eindringt, zeigt dennoch eine höhere Atmungsgröße, was weiter nicht überrascht, wenn wir bedenken, daß er in selbstgebauten Röhrensystemen, die mit der atmosphärischen Luft in direkter Verbindung stehen, lebt und somit vom Sauerstoffgehalt der Bodenluft weitgehend unabhängig ist.

Die geringe CO₂-Resistenz und hohe Atmungsgröße der Enchytraeidae steht in enger Beziehung mit ihrem Lebensraum, der auf die oberflächlichste, nur wenige cm Tiefe umfassende Bodenschicht beschränkt ist (Franz, 1941).

Der Sauerstoffverbrauch der Maulwurfgrille entspricht, wie wir aus dem Vergleich mit den an Tenebriolarven gewonnenen Werten sehen, dem rein oberflächlich lebender Tiere. Sie ist nicht als reine Bodenform zu betrachten, ihr Lebensraum umfaßt vielmehr auch die Bodenoberfläche, an die sie nicht nur zur Paarungszeit, sondern z. T. auch zur Nahrungsaufnahme heraufkommt.

Diese an verschiedenen Bodenformen vorgenommenen Untersuchungen haben gezeigt, daß die anoxydativen Fähigkeiten mit zunehmender Tiefe ansteigen. Dementsprechend zeigen Oberflächenformen eine hohe Atmungsgröße und niedere CO₂-Resistenz und umgekehrt tiefere Formen relativ geringe Atmungsgröße und hohe CO₂-Resistenz (vergleiche auch Abb. 7).

Das Fehlen einer Restitutionsphase bei Maikäfer- und Elateridenlarven kann nicht überraschen. Für Tiere, die so lange Zeit anoxydativ zu leben vermögen, reicht danach eine Erholungsatmung zur Liquidierung der Stoffwechselprodukte nicht mehr aus. — Anders bei den Enchytraeiden, die in ihrem Biotop nur ausnahmsweise unter Sauerstoffmangel zu leiden haben, der durch die Restitutionsatmung leicht kompensiert werden kann.

Zusammenfassung.

1. Tiere tieferer Bodenschichten (Maikäfer- und Elateridenlarven) zeigen große CO_2 -Resistenz, geringen O_2 -Verbrauch und keine Erholungsatmung.

2. *Lumbricus terrestris* (in Röhrensystemen) und *Eisenia foetida* (in Düngerkompost) nehmen sowohl in ihrer Atmungsgröße als auch in ihrer CO_2 -Resistenz eine Mittelstellung ein.

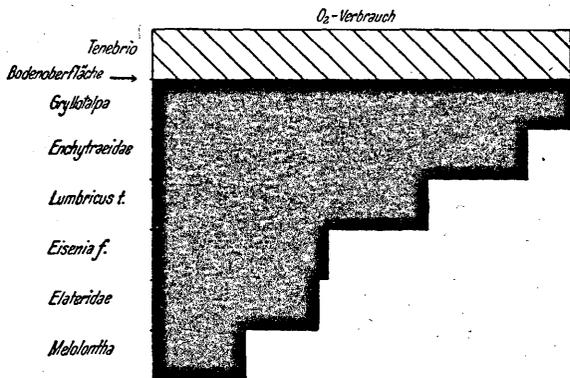


Abb. 7. Vergleich der bestimmten Atmungsgrößen der zur Untersuchung herangezogenen Tierformen nach der Tiefe ihres Lebensraumes angeordnet. *Eisenia foetida* wurde entsprechend dem relativ geringen O_2 -Angebot ihres Biotops einer tieferen Erdschichte zugeordnet. (Ordinate relative Bodentiefe, Abzisse durchschnittliche Atmungsgröße bezogen auf 2 Stunden und 3 g Tiergewicht).

3. Enchytraeiden (oberflächliche Erdschichten) weisen relativ großen O_2 -Verbrauch, geringe CO_2 -Widerstandsfähigkeit und deutlich nachweisbare Restitutionsatmung auf.

4. *Grylotalpa vulgaris* als Bewohner der Bodengrenzschichte zeigt annähernd gleichen O_2 -Bedarf wie oberirdische Insekten (z. B. *Tenebrio molitor*-Larven).

5. Aus der weitgehenden Sauerstoffunabhängigkeit der Maikäferengerlinge und Drahtwürmer wird bei diesen auf große anoxybiotische Fähigkeiten geschlossen, die Bewohnern der oberflächlicheren Bodenschichten nur in geringerem Ausmaße zukommen.

Literatur.

- Alsterberg, G.*: Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Lunds. Univ. Arsskr. 18, 1921. — *Bodine, J. H.*: The anaerobic Metabolism of an Insect (Othopfera). Biol. Bull. (Mar. biol. Labor) 55, 395—403, 1928. — *Brand, Th. v. u. Harnisch, O.*: Die Einteilung der Tiere nach der Eigenart ihres Betriebsstoffwechsels. Zool. Anz. 104, 334—335, 1933. — *Brand, Th. v.*: Das Leben ohne Sauerstoff der wirbellosen Tiere. Ergeb. Biol. 10, 37—100, 1934. — *Buddenbrock, W. v.*: Grundriß der vergleichenden Physiologie 2, 2. Aufl., 607—610, 1939. — *Cameron, A. E.*: General Survey of the Insect Fauna of the Soil within a Limited Area near Manchester. Journ. Econ. Biol. 8, 159—204, 1913. — *Derselbe*: Soil Insects. Science Progress 20, 92—108, 1926. — *Cole, A. E.*: Oxygen Supply of certain Animals living in Water containing no dissolved Oxygen. Journ. of exper. Zool. 33, 1921. — *Davis, J. G. and Slater, W. K.*: The anaerobic Metabolism of the earthworm (*Lumbricus terrestris* L.) Biochem. Journ. 22, 338—343, 1928 (a). — *Derselbe*: The aerobic and anaerobic Metabolism of the common Cockroach (*Periplaneta orientalis*). Biochem. Journ. 20, 1167—1172, 1926 u. 22, 331—337, 1928 (b). — *Farsky, F.*: Die ersten Stände zweier Runkelrüben-Fliegen. Verh. K. K. Zool. Bot. Ges., Jg. 1879, 101—113, 1879. — *Franz, H.*: Untersuchungen über die Bodenbiologie alpiner Grünland- und Ackerböden. Forschungsdienst 11, 355—368, 1941. — *Harnisch, O.*: Zur Analyse der Oxybiose der Larve von *Chironomus bathophilus* K., einer *Chironomus*-Larve der Seentiefe. Zool. Anz. 139, 1—12, 1942 (a). — *Derselbe*: Untersuchungen zum Gas- und Stoffwechsel von *Enchytraeus albidus* Henle. Biol. Zentralbl. 62, 231—252, 1942 (b). — *Kemnitz, G. A. v.*: Untersuchungen über den Stoffbestand und Stoffwechsel der Larven von *Gastophilus equi* Clark., nebst Bemerkungen über den Stoffbestand von *Chironomus* L. Zeitschr. Biol. 67, 1916. — *Pause, J.*: Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von *Chironomus gregarius*. Zool. Jb. 36, 1919. — *Russel, E. J. u. Appleyard, A.*: The Atmosphere of the Soil: its Composition and the Causes of Variation. Journ. of Agriculture Science 7, 1—49, 1916. — *Schaerf-fenberg, B.*: Untersuchungen über die Wirkung von Überschwemmungen auf Drahtwürmer. Journ. Landw. 90, 55—68, 1944 (a). — *Derselbe*: Untersuchungen über die Wirkung des Wassers auf verschiedene Bodentiere. Zool. Anz. 144, 115—119, 1944 (b). — *Skadowsky, S. W.*: Über den Einfluß der äußeren physiko-chemischen Faktoren auf den Stoffwechsel bei *Chironomus*-Larven. Bull. Soc. natur. Moscou (Sect. Biol. Exper.) 32, 1924.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Österreichische Zoologische Zeitschrift](#)

Jahr/Year: 1948

Band/Volume: [01](#)

Autor(en)/Author(s): Kupka Edmund, Schaerffenberg Bruno

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Kohlensäureresistenz und den Sauerstoffverbrauch bei einigen Bodentieren. 345-363](#)